

HISTOLOGIE D'AXINELLA DISSIMILIS
(BOWERBANK)
ET DE RASPAILIA RAMOSA (MONTAGU)
(Spongiaires).

Par C. DEVOS

D'après LÉVI (1946), les Axinellidae, Astraxinellidae et Raspailidae : Demosponges Tetractinomorphes, ont certainement entre elles un lien de parenté, par leur anatomie, leur squelette et leur reproduction.

En particulier, dans la classification, les positions relatives des Axinellidae et des Raspailidae ont souvent été interprétées de façon différente et les Raspailidae ont semblé à divers auteurs plus proches des Clathriidae.

Les Axinellidae et les Raspailidae ont une charpente squelettique axiale et un aspect arbusculaire. La différence entre les deux familles, du point de vue des spicules, tient à la présence d'acanthostyles hérissants et de styles ou d'oxes grêles, superficiels, chez les Raspailidae, alors que le squelette des Axinellidae, n'est constitué que d'oxes ou de styles principaux.

Axinella dissimilis (Bowerbank), (sous le nom d'*Isodictya dissimilis*) et *Raspailia ramosa* (Montagu), (sous le nom de *Dictyocylindrus ramosus*), ont été décrites de façon très claire par BOWERBANK (1866 et 1874).

Le squelette d'*Axinella dissimilis* se compose d'oxes, très nombreux de 180 μ et de styles de 360 μ de long. C'est une espèce très commune à Roscoff et de nombreux spécimens ont pu être récoltés au large de l'île de Batz, sur des fonds de 80 à 90 m.

L'éponge mesure de 10 à 12 cm de hauteur, en général ; ses rameaux sont aplatis et ses oscules ont une forme étoilée bien caractéristique. Le pied est généralement très court et les rameaux secondaires s'étaient en éventail, dans un même plan. Les échantillons récoltés à cette profondeur sont jaune pâle ou légèrement orangé.

Raspailia ramosa (Montagu) a un squelette se composant de styles, de strongyles et d'acanthostyles hérissant la surface de l'éponge. Les spécimens récoltés dans la même localité qu'*Axinella dissimilis* ont des branches bien régulières et une allure plus grêle que celle représentée par BOWERBANK (1874, pl. XVI). La couleur brun rougeâtre correspond à l'échantillon récolté par Tumanswicz, décrit par BOWERBANK (p. 104, 1866). Les oscules sont bien circulaires et disposés soit à l'extrémité des rameaux, soit latéralement. Une première étude histologique de ces deux

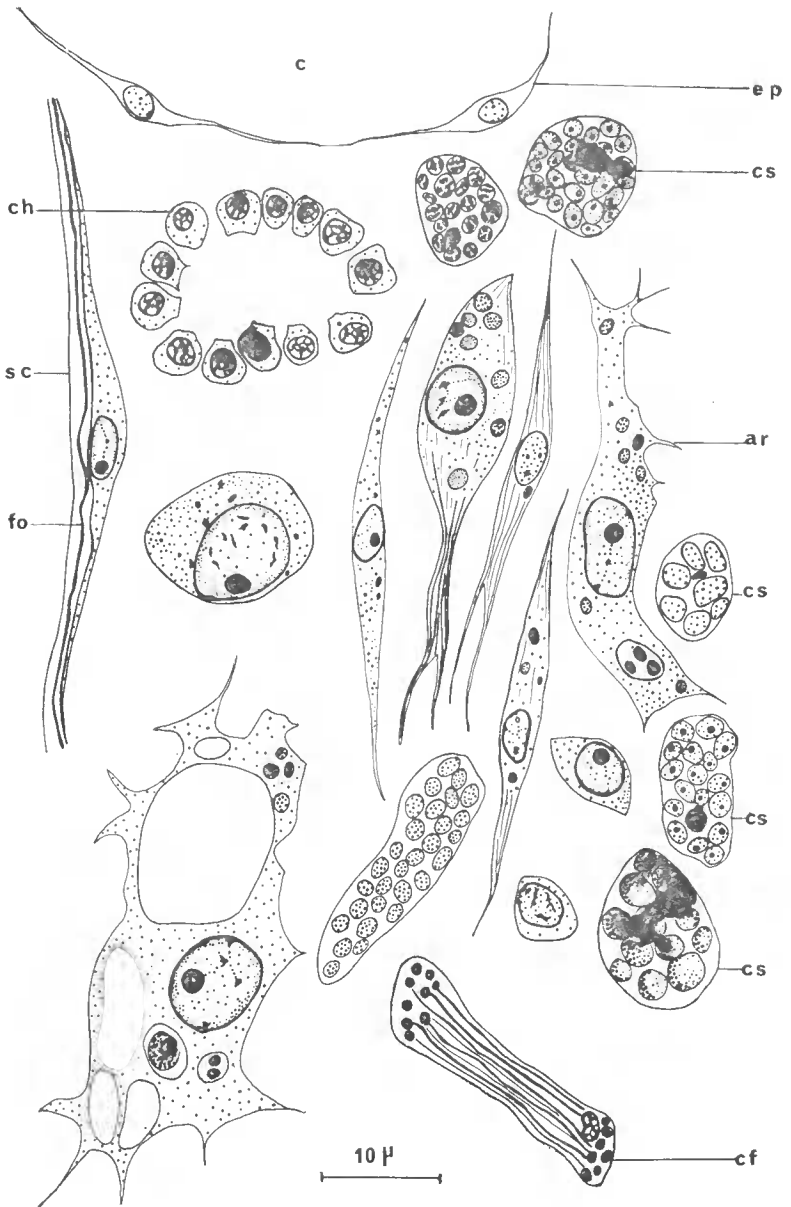


FIG. 1. — Différents types cellulaires présents chez *Azinella dissimilis* (Bowerbank) :
ar : archaeocyte ; c : canal ; ch : choanocyte ; cf : cellule à filaments ; cs : cellule sphéruleuse ;
ep : endopinacocyte ; fo : filament organique du spicule ; sc : sclérocyte.

espèces donnera les éléments pour une comparaison entre les deux genres *Axinella* et *Raspailia*.

Les coupes histologiques d'*Axinella dissimilis* et de *Raspailia ramosa*, présentent, pour chacune des deux espèces, des aspects différents suivant les niveaux auxquels elles sont effectuées. D'autre part, pour un même niveau, il existe des différences entre les deux espèces. Ces différences portent essentiellement : sur l'abondance et la densité du mésenchyme, la répartition des corbeilles vibratiles, des lacunes et des canaux et l'aspect de la zone axiale.

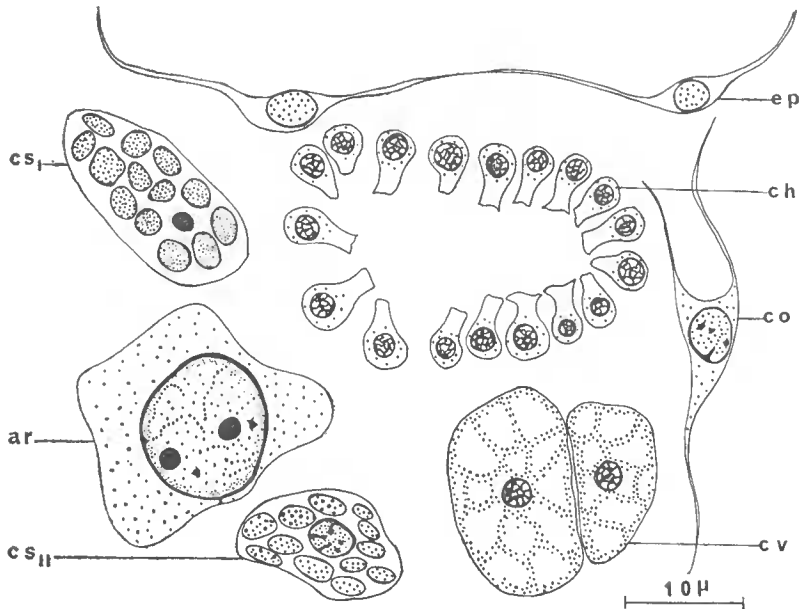


FIG. 2. — Différents types cellulaires présents chez *Raspailia ramosa* (Montagu) : ar : archaeocyte ; ch : choanocyte ; co : collencyte ; cs I : cellule sphéruleuse à sphérules irrégulières ; cs II : cellule sphéruleuse à sphérules en bâtonnets ; cv : cellule V.

La répartition des éléments cellulaires déterminant l'aspect du tissu, il semble d'abord préférable de décrire les différentes catégories de cellules d'*Axinella dissimilis* et de *Raspailia ramosa* (fig. 1 et 2).

Les choanocytes d'*Axinella dissimilis* ont un corps cellulaire légèrement aplati de 4 à 5 μ de large, pour une hauteur de 3 à 4 μ. Le noyau sphérique, a un diamètre de 2 à 3 μ.

Les flagelles prennent naissance au niveau d'un corpuscule basal situé entre le noyau et la limite supérieure du corps cellulaire. Sur une coupe, les corbeilles vibratiles comprennent 12 à 15 cellules, avec un diamètre de 20 μ pour une coupe de 12 cellules.

Les choanocytes de *Raspailia ramosa* sont de plus petite taille : 3 μ de large, avec un noyau de 1,5 à 2 μ. Les collerettes partent en colonne

du corps cellulaire et s'évasent en coupe vers la lumière de la corbeille vibratile.

Les corbeilles vibratiles, arrondies au centre de l'éponge et aplaties vers la périphérie ont un grand diamètre de 35 μ pour une coupe emportant 20 cellules environ.

Chez les deux espèces : les apopyles, s'ouvrant directement dans les canaux ou les lacunes exhalantes, sont bien visibles.

Archaeocytes : Les archaeocytes typiques d'*Axinella dissimilis* sont de grande taille : 12 à 15 μ . Leur noyau peut atteindre 8 μ et contient un gros nucléole de 2 à 3 μ . Rarement sphériques, ils prennent très souvent une forme étoilée et correspondent à la représentation qu'en donne FAURÉ-FREMIET (1931), dans son étude de *Ficulina ficus* (L.). L'état du cytoplasme est tout à fait variable : finement granuleux ou, chargé à différents degrés d'inclusions sphéruleuses qui sont l'indication d'une action phagocytaire de l'archaeocyte.

Chez *Raspailia ramosa*, les archaeocytes ne sont pas très nombreux, sauf en certains points de la partie la plus externe des coupes. Le noyau, de 12 μ environ, occupe la plus grande partie de la cellule, au cytoplasme très clair.

Collencytes — pinacocytes : Chez *Axinella dissimilis*, on trouve dans les travées cellulaires séparant les corbeilles vibratiles, tous les intermédiaires entre les archaeocytes et les collencytes typiques : certaines cellules, de grande taille, ont un noyau bien nucléolé et des inclusions sphéruleuses très abondantes. Elles présentent très souvent, à l'une de leurs extrémités, des prolongements qui se colorent en bleu dans la coloration de Masson.

Les collencytes étoilés, à cytoplasme et noyau très clair, forment la trame du mésenchyme, aussi bien chez *Axinella dissimilis* que chez *Raspailia ramosa*. Chez cette dernière, la trame formée par les prolongements des collencytes est particulièrement nette dans les digitations supérieures, comme nous le verrons en en décrivant la structure.

Chez les deux espèces décrites, il existe toujours une assise de pinacocytes externes dont les prolongements sont contigus. Contrairement à ce que décrivent DEL RIO et HORTEGA (p. 381, 1917) il ne semble pas qu'il existe de différence très nette entre les exopinacocytes et les endopinacocytes chez *Axinella dissimilis*. Dans leur description, ils semblent ne pas avoir distingué l'assise externe de pinacocytes, des collencytes fibreux qui viennent s'accumuler et se stratifier au voisinage de la surface.

Cellules sphéruleuses : Elles sont présentes dans toutes les coupes étudiées, aussi bien chez *Axinella dissimilis* que chez *Raspailia ramosa*. Chez *Axinella dissimilis*, elles ne dépassent pas 10 μ de diamètre avec un noyau de 2 à 3 μ .

Leurs inclusions présentent toutes les variations entre les sphérules très régulières comportant un centre très réfringent, les sphérules plus arrondies, et les grandes sphérules de forme irrégulière.

Chez *Raspailia ramosa*, on distingue très nettement deux sortes de

cellules sphéruleuses : des cellules de 15 à 20 μ de diamètre, à petit noyau, tout à fait comparables à celles rencontrées chez *Axinella dissimilis* et des cellules à sphérules en bâtonnet, absorbant toujours le bleu d'aniline ou le bleu de méthyle, dans les colorations de Masson ou de Mallory. Leur noyau (5 μ de diamètre) est généralement plus grand et plus clair que celui des précédentes.

Sclérocytes : On peut repérer la trace des spicules, même dans les préparations désilicifiées, par l'enveloppe de collagène qui les accompagne ou la persistance du filament organique, présente dans l'axe du spicule.

Aussi bien chez *Axinella dissimilis* que chez *Raspailia Ramosa*, les sclérocytes sont comparables par leur taille, leur noyau et leur cytoplasme finement granuleux, aux archaeocytes.

Cellule V : Elles n'existent que chez *Raspailia ramosa*. Nous les appelons cellules V, par analogie avec les cellules observées chez *Mycale Contarenii* (Martens). Elles ont un diamètre de 20 μ et un petit noyau de 3 μ (fig. 2).

Leur cytoplasme reste toujours très clair : un très mince réseau entoure des vésicules creuses qui ne se teintent jamais. Chez *Raspailia ramosa*, elles se groupent, dans la partie la plus externe de l'éponge, par séries de 3 à 10 cellules, tassées les unes contre les autres, en amas évoquant des follicules. Ces groupes de cellules tranchent de façon très remarquable sur l'ensemble assez sombre de la partie externe.

Cellules à filaments : Dans le mésenchyme d'*Axinella dissimilis*, une catégorie de cellules semble devoir retenir particulièrement l'attention (fig. 3).

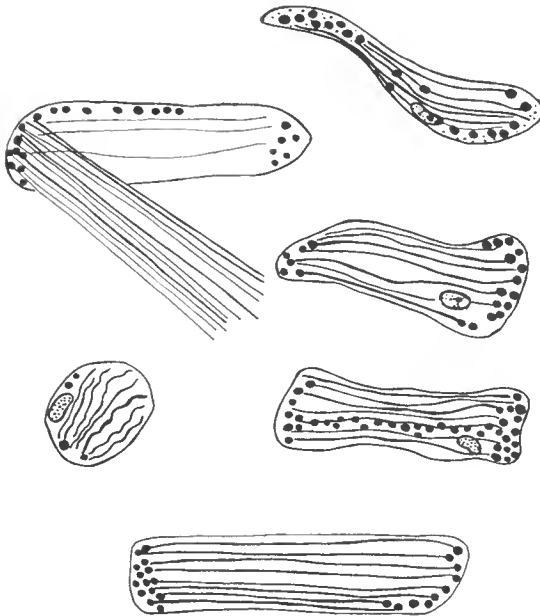


FIG. 3. — Différents aspects des cellules à filaments chez *Axinella dissimilis* (Bowerbank).

En coupe, elles ont toujours une forme allongée et approximativement rectangulaire. Leur plus grande longueur est de 20 à 25 μ pour une largeur de 5 à 7 μ . Leur noyau de 2 à 2,5 μ de diamètre est généralement aplati, excentré et localisé à l'un des pôles de la cellule.

Des inclusions sphéruleuses occupent les deux extrémités de la cellule : elles sont généralement plus abondantes et plus rapprochées au pôle contenant le noyau. Dans certaines de ces cellules à filaments, une file d'inclusions traverse la cellule, d'un pôle à l'autre.

Des filaments très épais, généralement sinueux, sillonnent la cellule, dans sa plus grande longueur. Ils se teintent en bleu dans la coloration de Mallory ou de Masson. Sur une coupe, ils sont au nombre de 5 à 8 par cellule et dans certains cas, où les sphérules sont rangées en un plateau bien régulier à une extrémité de la cellule, chaque filament semble prendre naissance au niveau d'une sphérule.

Ces cellules sont éparées dans le mésenchyme de l'éponge. Elles peuvent former des amas assez serrés, de 15 à 30 cellules au niveau du pied de l'éponge, ou s'accumuler au voisinage de la zone externe. Dans ce dernier cas, elles prennent une forme plus régulièrement rectangulaire, et les filaments épaissis, presque rectilignes, se détachent à un pôle de la cellule, et semblent abandonner celle-ci par paquets. A ce stade, le noyau est généralement très dégénéré.

Des P. A. S., colorations révélatrices des protéines carbohydratées, et des colorations au bleu alcian, révélant les substances mucoïdes ont donné des résultats négatifs : il serait intéressant de connaître la nature de ces filaments.

Ces cellules sont également présentes, bien qu'en nombre très limité, chez *Tragosia infundibuliformis* (Fleming).

Anatomie d'Axinella dissimilis (Bowerbank).

Le centre de l'éponge contient le réseau axial de spicules. Ceux-ci sont groupés en faisceaux longitudinaux comprenant de 3 à 5 spicules, totalement enrobés de spongine, disposée en couches concentriques. Des faisceaux de spicules transversaux de même importance recourent les faisceaux longitudinaux, formant ainsi les mailles d'un réseau anastomosé.

Des sections transversales ou longitudinales, réalisées au niveau le plus inférieur de l'éponge, montrent que les spicules centraux en occupent les deux tiers. Entre les mailles du réseau, les cellules sphéruleuses à granulations irrégulières ou réfringentes forment un mésenchyme très dense et constituent l'essentiel de la masse cellulaire. Entre les cellules sphéruleuses, on rencontre également à ce niveau des cellules à filaments, groupés en amas de 15 à 25 cellules.

A l'extérieur du grand axe de spicules, le mésenchyme devient un peu moins dense et des collencytes et archaeocytes, un peu plus espacés prennent place entre les cellules sphéruleuses. Les corbeilles des choanocytes

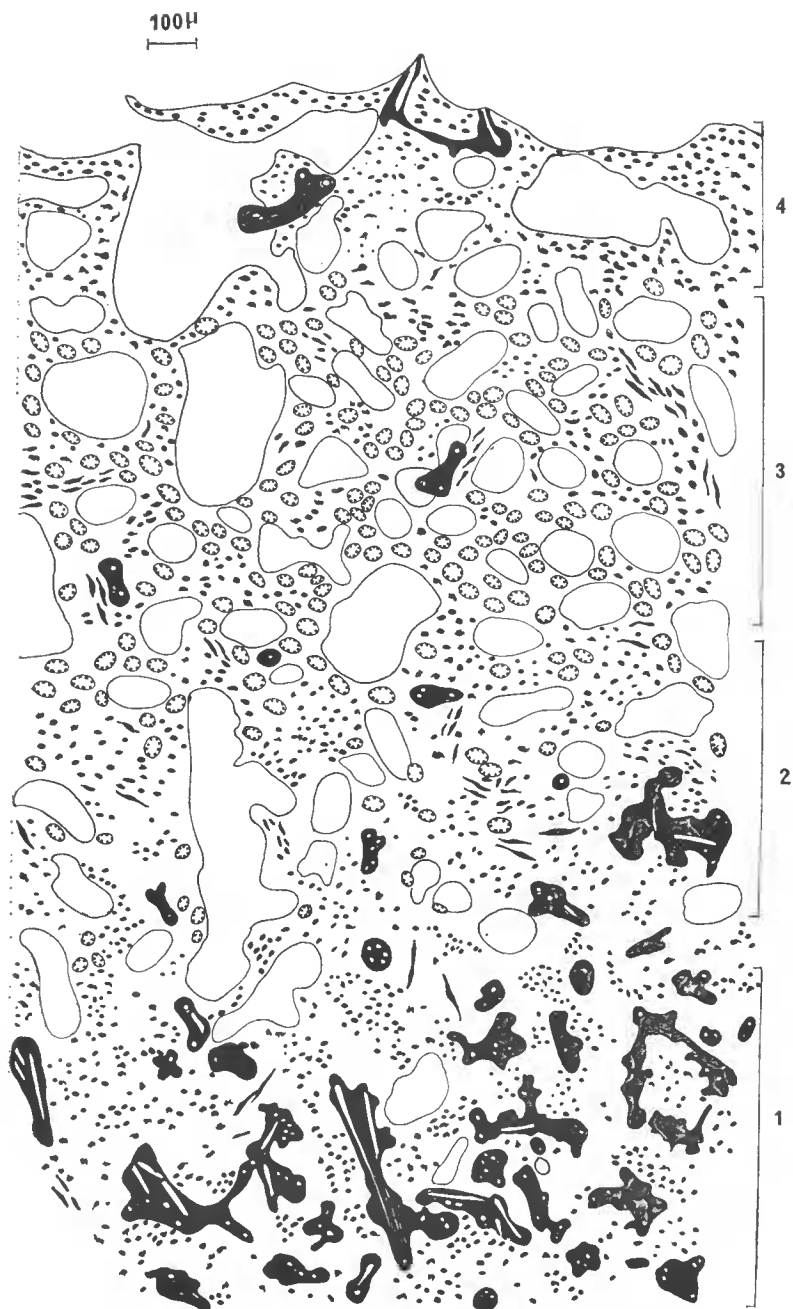


FIG. 4. — Anatomie d'*Axinella dissimilis* (Bowerbank). Schéma d'ensemble d'une coupe transversale à un niveau moyen.

- 1 : Zone contenant l'axe central de spicules.
- 2 : Zone intermédiaire à mésenchyme abondant.
- 3 : Zone des corbeilles vibratiles et des canaux.
- 4 : Zone externe.

sont très rares, et les coupes présentent un aspect très compact, sans lacunes ni canaux, à l'exception de lacunes sous-dermales.

Des séries de coupes, effectuées à des niveaux de plus en plus supérieurs de l'éponge, vont nous montrer une organisation des différentes catégories cellulaires, en zones de plus en plus différenciées.

Sur toute la hauteur du pied, l'axe central de spicules va subsister : tant qu'il demeure, les corbeilles de choanocytes n'atteignent jamais le centre de l'éponge, contrairement à ce qu'avait observé VOSMAER chez une *Axinella*, qu'il appelle *Axinella verrucosa*.

A l'extérieur de l'axe des spicules, en même temps que les collencytes deviennent plus abondants, le mésenchyme se perce de lacunes qui ne forment pas encore un réseau bien net. Les faisceaux de spicules sont beaucoup moins rapprochés les uns des autres et les corbeilles vibratiles apparaissent par groupes de 3 ou 4. Leur nombre va s'accroître vers la partie externe.

Cette évolution en zones se précise dans les niveaux supérieurs du pied, et l'on peut distinguer, de l'intérieur vers l'extérieur (fig. 4) :

— une zone axiale contenant le réseau de spicules et les cellules sphéruleuses,

— une zone plus externe contenant toutes les catégories de cellules, dans laquelle choanocytes et lacunes commencent à s'organiser,

— une zone à mésenchyme de moins en moins dense, de plus en plus riche en corbeilles vibratiles et dans laquelle les canaux exhalants et inhalants s'individualisent en un réseau beaucoup mieux défini. Cette zone est limitée à l'extérieur par les grandes lacunes sous-dermales.

— Entre les lacunes sous-dermales et la surface, existe une zone externe dans laquelle les cellules sphéruleuses, fortement colorées en rouge par la fuschine ou l'éosine, se détachent nettement au milieu de collencytes et d'amœbocytes très clairs.

Le grand axe de spicules centraux, défini en un épais réseau anastomosé, ne se prolonge pas dans tous les rameaux de l'éponge. Chez les spécimens les plus massifs, il demeure dans les deux ou trois grosses branches partant du pied.

Dans les branches supérieures, plus fines, les spicules longitudinaux ne forment plus une masse axiale, mais se groupent en petits amas isolés, répartis dans toute l'épaisseur de l'éponge. On a ainsi une suite de petits réseaux dont chacun envoie, de façon oblique, des diverticules vers la périphérie. Sur une coupe longitudinale, faite au niveau de l'extrémité d'une digitation, le collagène qui entoure les spicules forme une sorte d'éventail discontinu, rayonnant du centre vers la périphérie.

Cette structure en éventail est soulignée par la suite de cellules sphéruleuses allongées, très denses, qui accompagne chaque petit groupe de spicules.

A mesure que l'axe central disparaît, la zone choanocytaire s'agrandit et se prolonge jusqu'au centre de l'éponge. Les coupes effectuées au



FIG. 5. — Anatomie d'*Axinella dissimilis* (Bowerbank). Schéma d'une coupe longitudinale au niveau d'une digitation supérieure.

niveau des branches supérieures ne nous montrent plus que deux zones (fig. 5) :

— une zone occupée totalement par les corbeilles de choanocytes et les canaux. Ceux-ci sont maintenant bien développés dans toute l'épaisseur de l'éponge. Les canaux inhalants semblent plus petits que les canaux exhalants que l'on peut repérer grâce aux apophyses des corbeilles vibratiles.

Le mésenchyme est devenu très réduit : comme le remarque VOSMAER chez son *Axinella verrucosa*, la partie cellulaire de l'éponge est souvent limitée à une mince couche, correspondant à l'épaisseur des corbeilles vibratiles, entre les lacunes et les canaux. Le mésenchyme, contenant amœbocytes, collencytes et cellules sphéruleuses n'est bien représenté qu'au niveau de travées cellulaires qui sillonnent l'éponge, en particulier autour des travées de spicules. Ceux-ci viennent percer la membrane externe qui se soulève en petits cônes à leur passage. La spongine est secrétée jusqu'à l'extrémité terminale du spicule.

— La zone dermique est moins épaisse qu'aux niveaux inférieurs, mais beaucoup plus dense. Les cellules sphéruleuses s'accumulent et bordent d'une ligne presque continue l'assise de pinacocytes externes. A ce niveau les collencytes fibreux s'accumulent en plusieurs couches. Leurs prolongements très épais sont vivement colorés en bleu dans la coloration de Mallory ou Masson, et s'insinuent entre les cellules sphéruleuses très rouges. Cette zone externe se distingue ainsi, très nettement sur une coupe, de la zone précédente.

Les grands styles qui sillonnent l'éponge dans tous les sens ne sont pas entourés de spongine. C'est autour d'eux que l'on peut reconnaître les grands sclerocytes.

Cette première étude d'*Axinella dissimilis* (Bowerbank) nous permet de constater :

— que la structure de l'éponge peut se présenter de façon très différente suivant le niveau auquel les coupes sont effectuées : en particulier l'existence et la prédominance, aux niveaux les plus bas, d'une zone centrale très dense, totalement dépourvue de choanocytes. Cette zone en relation avec la persistance du grand axe de spicules axiaux, disparaîtra avec lui dans les niveaux supérieurs.

— Du centre de l'éponge vers la périphérie, et des niveaux les plus bas jusqu'aux niveaux supérieurs, les corbeilles vibratiles et les canaux occupent une partie de plus en plus importante de l'éponge et finissent par prédominer totalement. Dans le même sens on assiste à une diminution progressive du mésenchyme.

— La couche externe s'individualise davantage dans les niveaux supérieurs de l'éponge.



FIG. 6. — Anatomie de *Raspailia ramosa* (Montagu). Schéma d'une coupe transversale au niveau du pied.

- 1 : Zone contenant l'axe central de spicules.
- 2 : Zone dépourvue de l'axe central.
- 3 : Zone externe.

Anatomie de Raspailia ramosa (Montagu).

Dans la partie basale de l'éponge (fig. 6), le réseau de spicules longitudinaux formant l'axe central s'étend sur la plus grande partie d'une coupe transversale. Comme chez *Axinella dissimilis*, les spicules, par groupes de 3 ou 4, forment un réseau anastomosé, enrobé de spongine très épaisse.

Entre les mailles du réseau de spicules il n'existe pas, comme chez *Axinella dissimilis*, de zone totalement différente du reste de l'éponge. Les corbeilles vibratiles sont reconnaissables jusqu'au centre d'une coupe, même aux niveaux les plus inférieurs. Le mésenchyme est réparti en travée assez minces contenant amœbocytes, cellules sphéruleuses et collencytes, réparties autour de lacunes qui s'insinuent, elles aussi, jusqu'au centre de l'éponge.

Dans la partie moyenne de la coupe, les corbeilles vibratiles s'organisent plus nettement autour des canaux et des lacunes qui sont mieux individualisées. Mais, si l'on peut faire une légère distinction entre le centre et la partie moyenne de l'éponge, dans la répartition et l'organisation des éléments cellulaires, il n'y a pas de zonation bien tranchée.

En revanche, la partie externe de l'éponge est tout à fait remarquable : on peut toujours reconnaître chez *Raspailia ramosa* (Montagu) en première observation, une zone externe très dense, très colorée, dont la structure contraste avec le reste de la préparation. Les cellules y sont tassées les unes contre les autres et donnent l'impression de former un véritable tissu dont la continuité n'est interrompue que par les canaux, très petits, et les lacunes sous-dermiques très allongées.

Cette partie externe se décompose en deux zones (fig. 8) :

— Une zone plus interne contenant de nombreuses corbeilles vibratiles ovalaires, très sombres, entre lesquelles sont accumulés des archaeocytes, des collencytes et des cellules sphéruleuses. C'est dans cette zone que l'on rencontre le plus fréquemment les groupes de cellules V, formant des îlots très clairs.

— Une zone plus externe, située entre l'assise de pinacocytes et les premières lacunes sous-dermiques, ne contient plus de choanocytes. Les cellules sphéruleuses, très colorables, y tiennent une très grande place et leurs limites cellulaires ne sont pas toujours très visibles, de telle sorte que les spicules semblent être expulsés de la cellule.

Chez *Raspailia ramosa* (Montagu), les oscules circulaires sont facilement repérables et il est facile d'effectuer une coupe à leur niveau. La zone externe y est très épaisse et forme une sorte de bourrelet de part et d'autre de l'ouverture qui débouche dans une très large lacune exhalante. L'assise de pinacocytes externes continue de border cette lacune, à l'intérieur de l'éponge.

Au niveau des extrémités de l'éponge, le grand axe de spicules a disparu, comme chez *Axinella dissimilis*. La majeure partie d'une coupe



FIG. 7. — Anatomie de *Raspailia ramosa* (Montagu). Schéma d'une coupe longitudinale au niveau d'une digitation supérieure.

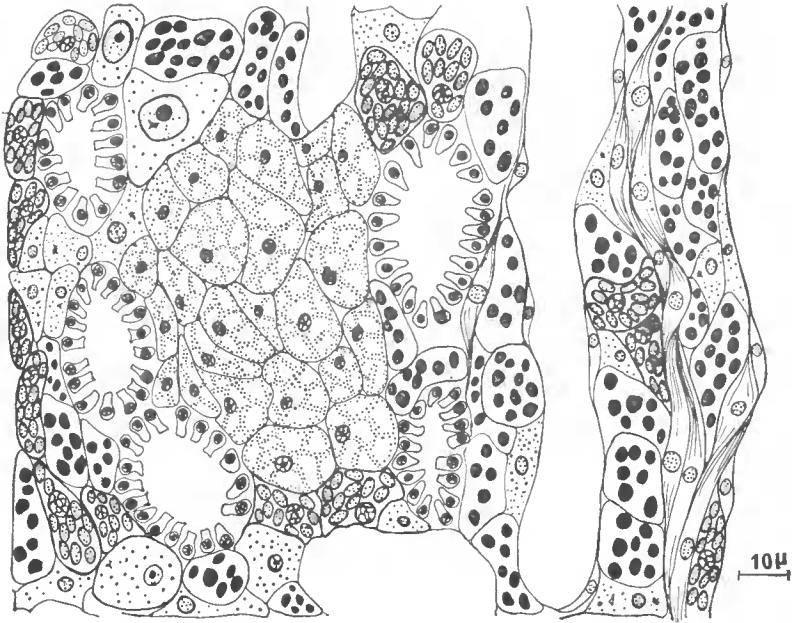


FIG. 8. — Aspect de la zone externe de *Raspailia ramosa* (Montagu).
On distingue les deux parties, de part et d'autre de la lacune sous dermale.

est occupée par des corbeilles vibratiles bien sphériques, réparties au milieu d'un réseau très lâche de collencytes et de canaux. Le mésenchyme est pratiquement réduit à des collencytes étoilés dont les prolongements cellulaires forment une trame de cytoplasme, très mince, entre les corbeilles vibratiles (fig. 7).

La partie la plus externe, avec ses deux zones bien définies, est tout à fait comparable à celle des parties inférieures de l'éponge.

Les grands styles ne sont pas accompagnés de spongine.

L'étude histologique de *Raspailia ramosa* (Montagu) nous montre que :

— Chez cette espèce, le réseau anastomosé des spicules axiaux se répartit sur presque toute l'épaisseur de l'éponge et disparaît aux niveaux supérieurs, comme chez *Axinella dissimilis*.

— D'une manière générale, le mésenchyme est beaucoup moins épais que chez *Axinella dissimilis*. Ce mésenchyme se réduit progressivement du bas vers le haut de l'éponge. Si, d'autre part, il est possible dans les coupes au niveau du pied de constater, du centre vers la périphérie, une organisation plus nette des corbeilles vibratiles autour des canaux, il n'existe jamais chez *Raspailia ramosa*, au delà de la pellicule externe, de zones bien individualisées, comme chez *Axinella dissimilis*. L'on

retrouvera chez *Raspailia hispida* (Montagu), cet aspect très homogène du tissu, du centre vers la périphérie.

— La zone externe de *Raspailia ramosa* (Montagu) est très différente de celle d'*Axinella dissimilis* (Bowerbank). Il ne semble pas qu'il s'agisse là d'un caractère général au genre *Raspailia*, mais spécifique à l'espèce *Raspailia ramosa* (Montagu). En effet, comme le montrera une étude ultérieure, la pellicule externe de *Raspailia hispida* (Montagu) est beaucoup plus mince et ne comporte pas la grande densité de cellules de celle de *Raspailia ramosa* (Montagu).

BIBLIOGRAPHIE

- ARNDT, W., 1887. — Porifera. Tierwelt der Nord und Ostsee, 3a, pp. 1-139, fig. 1-239.
- BOWERBANK, J. S., 1866-1874. — A monograph of the British Spongiadae. London Ray Society, 2, 1866, pp. 1-388 ; 3, 1874, pp. 1-362, pl. I-XCII
- DEL RIO HORTEGA, P. et FERRER, F., 1917. — Contribucion al conocimiento histologico de la Esponjas. (nota preliminar). *Bol. Soc. Espanola Hist. Nat.*, 17, pp. 354-394, fig. 1-12, pl. VI-XI.
- DEVOS, C., 1965. — Le bourgeonnement externe de l'éponge *Mycale contarenii* (Martens). *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2^e sér., 37, pp. 458-555, fig. 1-2, pl. I-II.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1931. — Étude histologique de *Ficulina ficus* L. *Arch. Anat. Micr.*, 27, pp. 421-448, fig. 1-11, pl. XV.
- LÉVI, C., 1956. — Étude des Halisarca de Roscoff. Embryologie et systématique des démosponges. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 93, pp. 1-181, fig. 1-62.
- VOSMAER, G. C. J., 1933-1935. — The sponges of the bay of Naples, Porifera in calcaria. *Capita Zoologica*. S' Gravenhage, 2, pp. 457-828 ; 3, pp. 829-848, pl. 1-71.